科尔沁沙地油松固沙林土壤真菌群落结构及功能

高海燕¹, 张胜男¹, 杨制国^{1,2}, 张 雷^{1,2}, 黄海广^{1,2}, 闫德仁¹ (1. 内蒙古自治区林业科学研究院,沙地生物资源保护与培育国家林业局重点实验室,内蒙古 呼和浩特 010010; 2. 内蒙古多伦浑善达克沙地生态系统国家定位观测研究站,内蒙古 锡林郭勒盟 027300)

摘 要:探究不同林龄油松固沙林土壤真菌群落结构及功能与土壤化学性质、酶活性的关系,为油松固沙林合理经营和管护提供理论依据。以科尔沁沙地流动沙地为对照(0 a),选择固沙18 a、34 a、48 a、56 a 油松林地为研究对象,采用高通量测序技术解析土壤真菌群落结构和功能类群差异。结果表明:(1)从油松固沙林土壤中获得2517个OTU,隶属于真菌的14个门、48个纲、127个目、286个科、579个属;优势菌门为子囊菌门(Ascomycota,47.91%-67.34%)、担子菌门(Basidiomycota,18.45%~43.70%)和被孢霉门(Mortierellomycota,1.41%~8.36%);优势属为Biappendiculispora、硬皮马勃属 Scleroderma、棉革菌属 Tomentella、Knufia、糙缘腺革菌属 Amphinema。(2)由韦恩图和NMDS分析表明,造林对土壤真菌群落结构影响较大,各林龄土壤真菌丰富度(ace指数、chao指数)显著增加(P<0.05),且与有机质、全氮、全磷、脲酶、脱氢酶、过氧化氢酶、中性磷酸酶、蔗糖酶、中性蛋白酶呈显著正相关关系(P<0.05)。(3)真菌群落主要以共生营养型和腐生营养型为主,造林后共生营养型相对丰度均较对照增加,腐生营养型相对丰度较为稳定。造林对土壤真菌群落结构及功能发挥着重要的调节作用,研究结果丰富了固沙林土壤微生物群落研究内容,为科尔沁沙地油松固沙林土壤健康评价提供依据。

关键词: 科尔沁沙地; 油松; 土壤真菌; 群落结构; 生态功能; 林龄

微生物作为土壤最活跃的组成部分,其群落对 环境变化极为敏感,为适应环境,土壤微生物群落 结构、活性及多样性均会发生一定变化[1]。其中,真 菌作为土壤微生物的主要组成部分之一,具有丰富 的物种、遗传和功能多样性,在促进动植物残体分 解,有机质积累等维持土壤质量和生产力方面具有 重要贡献,在陆地生态系统物质能量循环中发挥重 要作用[2]。土壤中真菌作为评价土壤健康的重要指 标,其功能类群可有效响应外界环境变化,与植物 营养吸收、有机质分解、介导病害等方面息息相关[3]。 共生营养型真菌可与植物根系形成菌根共生体,促 进植物营养吸收、增强植物抗逆性、提高植物对环 境的适应性[4];腐生营养型真菌作为凋落物及根系 的主要分解者,在土壤养分循环的关键过程中具有 重要作用;病理营养型真菌可通过感染植物某个组 织从而限制植物生长,甚至死亡,是植被退化的重 要原因[5]。深入研究土壤真菌群落结构与功能特征

可对土壤生态系统健康进行有效评价,对林分生长状况进行科学分析。

科尔沁沙地面积约 5.27×10⁴ hm², 生态环境脆弱,作为我国北方生态修复的重要区域,经过多年的固沙植被营林建设取得了明显的成效,建立稳定的人工植被,对提高土壤质量有较强作用^[6-7]。油松(Pinus tabuliformis)因具防风、耐寒、抗旱等优点,在我国北方作为重要的治沙造林树种,被广泛应用,其在调节气候、水土保持、改变自然面貌、促进沙地治理等方面发挥了重要的作用^[8]。不同林龄油松固沙林地,林龄是决定土壤真菌群落的重要因素,林龄增加会改变林分结构、林下植被组成及林内气候等条件^[9]。有研究显示,土壤养分受根系生长的影响表现出差异性,幼龄林主要通过地表枯落物分解积累养分,随林分增加,根系逐渐发达,根系分泌物增加,转化和吸收有机物能力增强,土壤化学性质和酶活性变化显著^[10],进一步影响土壤微生物群落

收稿日期: 2024-07-31; 修订日期: 2024-09-29

基金项目: 内蒙古自治区"揭榜挂帅"项目(2024JBGS0005-4-2,2024JBGS0007)

作者简介: 高海燕(1993-),女,主要从事荒漠化防治相关研究. E-mails: nmghy1993@163.com

通讯作者: 张胜男. E-mails: zhangshengnan@163.com

结构和组成,驱动土壤真菌群落结构变化,进而形成特定的真菌群落适应环境的变化[11]。因此,土壤真菌具有较强的环境敏感性,探究其受林龄影响的动态变化及其影响因素,对深入了解土壤真菌群落分布格局具有重要意义。长期以来,油松林的研究多集中于林下植被、土壤理化特征、酶活性及微生物群落结构等研究[12-13],且微生物相关研究多集中于细菌,真菌研究相对较少[14]。鉴于此,本研究采用高通量测序,以科尔沁沙地流动沙地为对照,选择4种林龄油松固沙林为研究对象,分析其土壤真菌群落结构、功能群变化特征,探讨土壤化学因子、酶活性对土壤真菌的驱动作用,为油松固沙林地的合理经营提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区自然概况

研究区位于辽宁省固沙造林研究所章古台试验基地($42^{\circ}63'\sim42^{\circ}74'N,122^{\circ}47'\sim122^{\circ}58'E$),温带大陆性季风气候明显,年平均气温 $6.2^{\circ}C$,降水量约450~mm,蒸发量约1700~mm,无霜期154~d。属于科尔沁沙地东南缘,天然植物种主要有虎尾草(*Chloris virgata*)、披碱草(*Elymus dahuricus*)、马唐(*Digitaria sanguinalis*)、无芒隐子草(*Cleistogenes songorica*)等。

1.2 样品采集

2020年8月基于实地调查,以流动沙地为对照 (0 a),选择科尔沁沙地不同林龄 18 a、34 a、43 a、56 a 的油松固沙林为研究对象,面积分别为6 hm²、4.5 hm²、4 hm²、3 hm²。根据代表性、典型性、立地相同原则,在各油松固沙林地布设 3 块 20 m×20 m 试验样地,依据"S"型采样法,每个样地选定 3 个土壤样方,按照多点采样法,每个土壤样方内设定 3 个采样点,去除地表覆盖物后采集 0~20 cm 土层样品,每份样品约 3 kg,去除石块根系装入自封袋做好标记,带回实验室,一部分放入-80 ℃冰箱保存用于土壤真菌群落结构和多样性测定,一部分风干用于土壤酶活性和化学性质测定。

1.3 土壤酶活性及化学性质测定

土壤有机质(SOM)采用重铬酸钾容量法-外加 热法测定;速效氮(AN)采用碱解扩散法测定;速效 磷(AP)采用NaHCO;浸提-钼锑抗比色法测定;速效 钾(AK)采用NH4OAc浸提-原子吸收法测定;全氮 (TN)采用凯氏定氮法测定;全磷(TP)采用 HClO₄-H₂SO₄法测定;全钾(TK)采用氢氟酸-高氯酸消化法测定;中性蛋白酶测定采用加勒斯法测定;中性磷酸酶采用对硝基酚磷酸钠比色法测定;蔗糖酶测定采用3,5-二硝基水杨酸比色法测定;脲酶采用靛酚蓝比色法测定;脱氢酶测定采用 TTC 比色法测定;过氧化氢酶采用分光光度法测定;具体实验操作步骤参照章家恩[15]的研究方法。

1.4 土壤真菌测序与功能群划分

土壤样品 DNA 提取采用 Genomic DNA Isolation Kit 试剂盒(Tiangen Biotech 公司)进行,使用 1% 琼脂糖凝胶电泳和 Nanodrop 2000 分光光度计对 DNA 纯度和浓度进行分析,并使用 ITS1F(5′-CTTG-GTCATTTAGAGGAAGTAA-3′)和 ITS2(5′-GCTGC-GTTCTTCATCGATGC-3′)真菌通用引物对 ITS 区段进行 PCR 扩增 。PCR 扩增产物测序工作委托上海美吉生物医药科技有限公司使用 Illumina Miseq PE300高通量测序平台完成。

通过UPARSE软件将有效序列在97%相似水平上进行聚类并产生操作分类单元(Operational Taxonomic Units, OTU),在FUNGuild(Fungi Functional Guild)对油松固沙林土壤真菌进行功能预测并划分不同的营养型和功能群,结果数据对置信度为"很可能"(Probable)和"极可能"(Highly probable)的划分结果进行保留。将具有复合营养型(Trophic mode)或复合功能群(Guild)的群落分别归纳为"其他营养型"或"其他病理—共生—腐生营养型"。

1.5 数据处理

根据群落中真菌类群的占比划分优势度,优势属占比≥10%,常见属占比1%~10%,稀有属占比≤1%^[5]。采用 Microsoft Excel 2010进行数据整理, SAS 9.1进行方差分析(ANOVA过程), Mothur 软件计算 Alpha 多样性指数, Origin 2021进行柱形堆积图和相关性热图绘制;采用 Origin 2021中 Heat Map with Dendrogram 插件进行属水平聚类热图绘制, CorrelationPlot 插件进行关联热图绘制;采用R语言(version 3.3.1)进行 Venn图和 NMDS分析和绘制。

2 结果与分析

2.1 油松固沙林土壤真菌群落多样性

通过对不同林龄土壤样本进行高通量测序,由 Alpha多样性分析可知(表1),本研究测序覆盖率在

表1	不同处理土壤真菌群落 Alpha 多样性
----	----------------------

Tab. 1 Alpha diversity of soil fungal communities under different treatments

林龄	覆盖度/%	Shannon指数	Simpson指数	Pielou指数	chao指数	ace 指数
0 a	99.95a	2.918a	0.147a	0.547a	247b	244b
18 a	99.87b	2.956a	0.149a	0.521a	372a	369a
34 a	99.87b	2.958a	0.127a	0.537a	360a	365a
43 a	99.87b	3.313a	0.090a	0.590a	386a	382a
56 a	99.85b	2.936a	0.211a	0.504a	436a	426a

注:同列不同小写字母表示不同处理间差异显著(P<0.05)。

99%以上,表明了测序深度能够代表不同林龄土壤真菌群落的多样性。与对照(0 a)相比,林龄为18 a、34 a、43 a、56 a均显著增加了chao指数和ace指数,说明造林对土壤真菌群落丰富度有显著增加趋势,对真菌群落多样性指数和均匀性指数无显著影响。

2.2 油松固沙林土壤真菌群落结构

2.2.1 油松固沙林土壤真菌 OTU 分布 维恩图可直 观地表达不同林龄土壤真菌群落共有和特有的 OTU 所占比例情况,如图 1 所示,在 OTU 水平上,不同林龄土壤真菌的 OTU 数量存在明显差异,5 种林龄土壤真菌群落共有的 OTU 数为 203 个,特有的随林龄增加分别为 317 个、198 个、170 个、172 个和 205 个。可见,随林龄增加,土壤真菌群落特有的 OTU 呈现先降低后逐渐增加的趋势,同时也说明流动沙地存在更多独特的真菌类群。

非度量多维尺度(NMDS)基于Bray-Curtis距离算法的前两轴可较好表征各林龄间土壤样品真菌

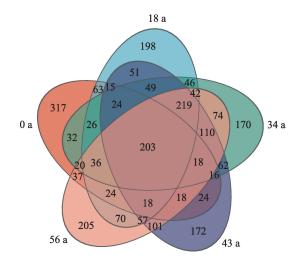


图1 不同处理土壤真菌群落OTU韦恩图

Fig. 1 Venn diagram of soil fungal communities in different treatments at the OTU level

群落结构的差异。Stress=0.183,表明图2具有较好的解释意义。从分布来看,18 a、34 a、43 a、56 a处理的土壤真菌群落在二维空间中集中分布明显,并与0 a有较好的分离,进一步说明流动沙地与造林地真菌群落存在分异,造林对土壤真菌群落结构具有显著影响(P=0.001)。

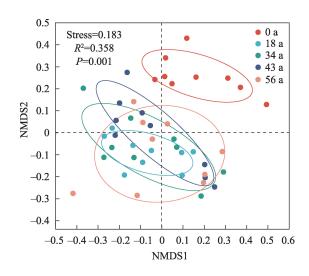


图 2 不同处理土壤真菌群落的 NMDS 分析 Fig. 2 NMDS analysis of soil fungal communities in different treatments

2.2.2 油松固沙林土壤真菌群落组成 土壤真菌隶属于14个门、48个纲、127个目、286个科、579个属。在门水平上(图3),将任一林龄土壤真菌平均相对丰度≥1%的门定义为优势菌群,油松林土壤真菌优势门主要包括子囊菌门(Ascomycota, 47.91%~67.34%)、担子菌门(Basidiomycota, 18.45%~43.70%)和被孢霉门(Mortierellomycota, 1.41%~8.36%)。在0 a、18 a、34 a、43 a 和 56 a 的累积相对丰度分别为93.87%、97.52%、98.60%、97.98%、98.11%。随林龄增加,子囊菌门和被孢霉门呈现先降低-增加-降低的趋势,担子菌门则相反。

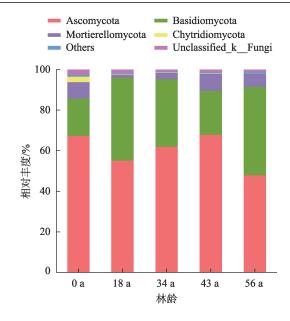


图 3 不同处理土壤真菌门水平相对丰度

Fig. 3 Relative abundance of soil fungal communities at the phylum level in different treatments

在属水平上(图4),土壤真菌优势属和常见属 共有22属,占总序列的70.12%~74.63%,其中0a的 优势属为Biappendiculispora和硬皮马勃属Scleroderma,18 a的优势属为棉革菌属Tomentella,34 a的优势 属为棉革菌属 Tomentella 和 unclassified o Trechisporales, 43 a 的优势属为 Knufia, 56 a 的优势属为糙 缘腺革菌属Amphinema。与0a相比,18a中棉革菌 属 Tomentella、43 a 中 Pseudogymnoascus、56 a 中 Knufia 和红菇属 Russula 相对丰度显著提高(P<0.05); 34 a 中 Wilcoxina 和 43 a 中 Knufia 相对丰度得到极显 著提高(P<0.01); Biappendiculispora、镰刀菌属 Fusarium、Aspergillus 相对丰度在18 a、34 a、43 a、56 a 中均极显著降低(P<0.01); unclassified_o_Capnodiales 相对丰度在43 a、56 a 中均极显著提高(P<0.01)。 此外,43 a和56 a土壤真菌聚合性较好,说明二者真 菌群落较为相似。

2.3 油松固沙林土壤真菌生态功能

利用 FUNGuild (Fungi Functional Guild)进行真菌的营养类型与功能类群分类划分,并保留置信度"极可能"(Highly probable)和"很可能"(Probable)两个等级。筛选后得到7个营养型(图5),分别是共生营养型(Symbiotroph,10.78%~35.87%)、腐生营养型(Saprotroph,19.92%~27.5%)、病理营养型(Pathotroph,2.80%~10.63%)、病理-腐生营养型(Pathotroph,2.80%~10.63%)、病理-腐生营养型(Pathotroph,2.80%~10.63%)

troph-Saprotroph, 3.10%~6.68%)、病理-腐生-共生营养型(Pathotroph-Saprotroph-Symbiotroph, 0.04%~0.19%)、腐生-共生营养型(Saprotroph-Symbiotroph, 0.13%~0.28%)、病理-共生营养型(Pathotroph-Symbiotroph, 0.68%~4.96%)。各处理均以共生营养型

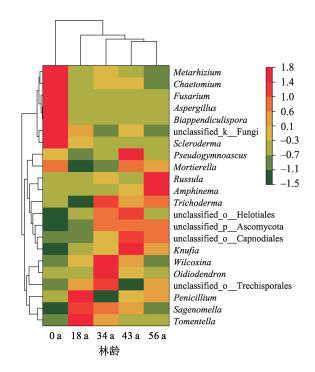


图4 不同处理土壤真菌属水平聚类热图 Fig. 4 Cluster heat map of soil fungi at genus level in

different treatments

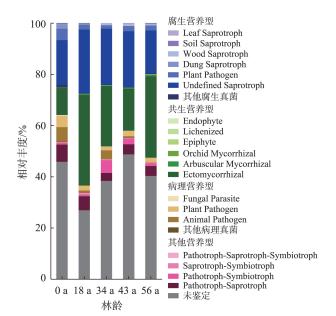


图 5 不同处理土壤真菌功能类群相对丰度

Fig. 5 Relative abundance of soil fungal functional groups in different treatments

和腐生营养型为主;共生营养型主要生态功能群是外生菌根真菌,随林龄增加,共生营养型、外生菌根真菌主要呈现增加-降低-增加的趋势,且均大于0 a;腐生营养型主要生态功能群是未定义腐生真菌分布较为均匀,18 a时最大,56 a时最小;病理营养型主要生态功能群是植物病原菌和动物病原菌,18 a、34 a、43 a、56 a 植物病原菌和动物病原菌均小于0 a;其他营养型中,病理-腐生营养型占主要部分,且 18 a、34 a、43 a、56 a 均小于0 a。

2.4 油松固沙林土壤真菌群落与土壤养分相关性

由表2可知,油松固沙林土壤有机质、全氮、全磷含量在18 a、34 a、43 a、56 a 时较0 a 均得到了显著提升,速效氮含量在18 a 时明显降低,随林龄增加逐渐升高;速效磷含量则呈相反趋势,在18 a 时显著大于其他林龄(P<0.05),说明油松在速生时期对氮素的需求较高。油松固沙林土壤脲酶活性、脱氢酶活性、过氧化氢酶活性、中性磷酸酶活性在18 a、34 a、43 a、56 a 时较0 a 均得到了显著提升(P<0.05),说明造林促进了科尔沁沙地土壤的养分转化;同时,随林龄增加土壤氮素转化以及物质的氧化还原作用增强;蔗糖酶56 a 和中性蛋白酶43 a、56 a 均显著大于0 a(P<0.05),表明油松成熟林地土壤有机碳和有机氮的转化、分解作用显著增强。

对土壤环境因子与真菌多样性指数、功能型真

菌进行相关性分析可知(图 6a),土壤环境因子间相互影响,土壤Ure与Deh,Pho与Suc,Cat与Pho、Suc,SOM与TN、TP,AK与Ure、Deh、Pho均呈显著正相关关系(P<0.05);SOM、TN、TP均与AK、Ure、Deh、Cat、Pho、Suc、ace、chao呈显著正相关关系(P<0.05);Ure、Deh均与Cat、Pho、Suc、Pro、ace、chao呈显著正相关关系(P<0.05);Cat、Pho、Suc、Pro均与ace、chao呈显著正相关关系(P<0.05)。Saprotroph腐生营养型与Symbiotroph共生营养型,Pathotroph病理营养型与ace、chao、Ure,Coverage与SOM、TN、TP、AK、Ure、Deh、Cat、Pho、Suc、ace、chao均呈显著负相关关系(P<0.05)。

通过 Heatmap 图将土壤化学变量,酶活性与真菌丰度前 22 属进行 Speaman 相关性可视化分析(图 6b)可知, Wilcoxina 与 Ure, Metarhizium 与 TN、TP、TK、Ure, Scleroderma 与 SOM、AK、Ure、Cat、Pho均呈显著负相关关系(P<0.05); Biappendiculispora、Aspergillus 均与 SOM、TN、TP、Ure、Deh、Cat、Pho、Suc呈显著负相关关系(P<0.05)。棉革菌属 Tomentella与 AP、Sagenomella与 AP、Cat、Knufia与 SOM、Ure、Cat,红菇属 Russula与 SOM、TN、TP、AK、Pho、Suc、Pro均呈显著正相关关系(P<0.05)。

3 讨论

3.1 科尔沁沙地油松固沙林土壤真菌群落结构特征

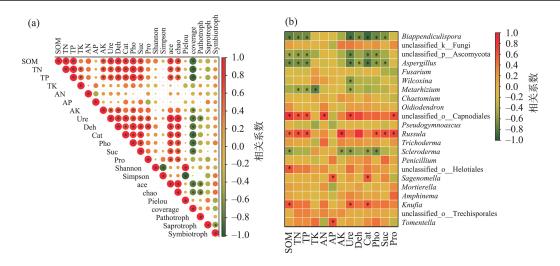
真菌广泛存在于荒漠中,是土壤微生物的重要组成部分,具有良好的生态适应能力。土壤微生物

表2 不同处理土壤养分特征

Tab. 2 Soil nutrient characteristics of different treatments

	林龄						
1百个小	0 a	18 a	34 a	43 a	56 a		
有机质/(g•kg ⁻¹)	2.75±1.07d	6.96±2.22c	10.78±2.94b	12.95±2.84a	11.95±3.27ab		
全氮/(g·kg ⁻¹)	$0.23 \pm 0.06 e$	$0.43 \pm 0.11 \mathrm{b}$	$0.56 \pm 0.19 ab$	0.62±0.16a	0.62±0.23a		
全磷/(g·kg ⁻¹)	$0.08 \pm 0.02 \mathrm{b}$	$0.14\pm0.02a$	0.16±0.05a	0.15±0.04a	0.16±0.03a		
全钾/(g·kg ⁻¹)	20.30±3.86a	22.13±1.97a	21.92±1.09a	20.98±1.68a	20.54±1.02a		
速效氮/(mg·kg ⁻¹)	$9.50 \pm 2.00 ab$	6.28±2.91b	12.61±2.87a	12.19±1.96a	11.29±2.45ab		
速效磷/(mg·kg ⁻¹)	3.32 ± 0.21 b	6.05±0.55a	$3.71 \pm 0.52 \mathrm{b}$	$3.19{\pm}1.00{\rm b}$	$3.10\pm0.36 \mathrm{b}$		
速效钾/(mg•kg ⁻¹)	60.78±3.81b	65.71±11.46b	83.07±6.81a	64.49±3.25b	85.40±10.16a		
脲酶/(μg•g ⁻¹ •h ⁻¹)	$5.39{\pm}0.50\mathrm{d}$	7.82±0.33e	$8.15{\pm}0.89 \mathrm{bc}$	$8.76 \pm 0.48 \mathrm{b}$	9.72±0.46a		
脱氢酶/(μg•g ⁻¹ •h ⁻¹)	$0.07{\pm}0.00\mathrm{c}$	$0.25 \pm 0.09 \mathrm{b}$	$0.27 \pm 0.09 \mathrm{b}$	$0.33 \pm 0.05 \mathrm{b}$	0.52±0.19a		
过氧化氢酶/(mg·h ⁻¹ ·g ⁻¹)	$0.40 \pm 0.04 \mathrm{b}$	1.02±0.08a	0.98±0.14a	0.97±0.25a	0.99±0.18a		
中性磷酸酶/(mg·h ⁻¹ ·g ⁻¹)	56.76±7.28b	111.92±44.63a	108.21±24.31a	111.76±14.17a	126.57±25.14a		
蔗糖酶/(μg·h ⁻¹ ·g ⁻¹)	94.42±4.17b	180.67±37.13a	136.75±26.26ab	155.75±34.64ab	187.22±57.95a		
中性蛋白酶/(μg•h-1•g-1)	$0.19 \pm 0.05 c$	$0.13 \pm 0.03 c$	$0.13 \pm 0.03 e$	$0.36 \pm 0.03 \mathrm{b}$	0.91±0.05a		

注:小写字母表示不同处理间差异显著(P<0.05)。



注:*表示相关性显著,P<0.05;SOM为有机质,TN为全氮;TP为全磷;TK为全钾;AN为速效氮;AP为速效磷;AK为速效钾;Ure为脲酶; Deh为脱氢酶;Cat为过氧化氢酶;Pho为中性磷酸酶;Suc为蔗糖酶;Pro为中性蛋白酶。

图 6 土壤真菌多样性指数和功能类群(a)以及属水平真菌群落(b)与土壤养分的相关性分析

Fig. 6 Correlation analysis between soil fungal diversity index and functional groups (a) and fungal communities at the genus level (b) and soil nutrients

Alpha 多样性可有效反应微生物群落的均匀度、多样性、丰富度,对生态系统的稳定性和可持续性至关重要。科尔沁沙地油松固沙林土壤真菌群落多样性指数、均匀度指数未受到林龄及环境因子的显著影响;丰富度指数(chao 和ace)整体较0a显著增加,并受到土壤化学性质和酶活性的显著影响,与环境因子有较强相关性。这可能是因为随林龄增加,土壤养分、酶活性呈现增加趋势,促进植被和土壤肥力恢复,从而使土壤真菌群落数量增加,群落结构更加复杂,对环境适应能力更强,进而增强土壤生态稳定性[5],对油松固沙林的生长发育具有积极作用。

通过NMDS分析发现,造林对土壤真菌群落结构影响较大,土壤真菌群落结构受土壤化学性质、酶活性及林龄的调控,子囊菌门(Ascomycota)、担子菌门(Basidiomycota)和被孢霉门(Mortierellomycota)在各林龄中占有绝对优势,这与徐林芳等[16]的研究结果相似,且子囊菌门丰度大于担子菌门,其主要原因为子囊菌门进化速率较担子菌门快[17]。子囊菌门和担子菌门均可促进土壤碳循环,子囊菌门大多数为腐生菌,可以分泌多种酶,适应环境能力较强,能够分解难降解的有机质及动植物残体[5,18],担子菌门种类丰富,能够与植物共生形成菌根,增强植被抗逆性,同时担子菌门对于纤维素、木质素等难降解物质的降解能力较强[19],被孢霉属多为植物

益生菌,三者的大量存在可加速土壤中凋落物降解速率,提升土壤肥力及利用率,为植物生长提供更多养分,促进造林后土壤修复,是土壤养分循环过程中重要的真菌类群^[20-21]。

属水平上,林龄为43 a和56 a时土壤真菌群落 聚合性较好,具有相似性。说明随林龄增加,土壤 真菌群落稳定性和同质性逐渐增加,演替后期逐渐 趋于相似[22]。土壤化学性质和酶活性对土壤真菌 优势属和常见属均有不同程度相关性, Wilcoxina 属 于腐生-共生真菌,对特殊的盐碱环境具有较好适 应能力[23]。Metarhizium属于昆虫病原真菌,有研究 发现,它可以定殖于植物根系,作为生物防治菌间 接促进植物生长[24]。Knufia 属在贫瘠的土壤有较强 的适应能力[25]。硬皮马勃属 Scleroderma 有耐盐胁 迫能力,本次研究表明,随林龄增加,硬皮马勃属相 对丰度逐渐降低,说明造林对土壤酸碱度具有调节 作用^[26]。棉革菌属 Tomentella 属于子囊菌门,具有 腐生功能,对极端环境和共生生活方式有着很好的 适应能力,能够促进极端环境条件下植物的生存与 繁衍[27],流动沙地未出现棉革菌属,而18 a时相对丰 度达到最大24.54%,随后逐渐减小,主要原因由于 造林初期土壤养分贫瘠,棉革菌属可通过改变自身的 生存策略,发挥腐生功能来适应变化的环境[28]。红菇 属Russula属于外生菌根真菌,须与宿主形成共生菌 根才可以正常生长,形成的互惠共生体,增加植物

根系吸收面积,提高吸收能力,有效促进植物对营养成分及微量元素的吸收^[29],流动沙地未出现红菇菌属,而56 a时达到7.98%,说明营建油松固沙林改善了科尔沁沙地土壤微环境。

3.2 科尔沁沙地油松固沙林土壤真菌功能特征

真菌为适应环境变化可以产生多种营养方式, 其具有不同底物偏好和生态策略[3,5],有研究表明, 随林龄增加土壤真菌对特定物质的分解更加高效 和专业化[30]。本次研究中,各处理主要以共生和腐 生为主要营养型,共生营养型真菌通过与植物形成 共生关系,提高植物对土壤养分的吸收能力,促进 植物生长发育,腐生营养型真菌是土壤中重要的分 解者,在土壤养分循环方面具有重要作用[31]。随林 龄增加,各林龄共生营养型真菌相对丰度均较流动 沙地增加,呈现增加-降低-增加的趋势,主要原因 可能为造林早期(18 a),油松林属于快速生长阶段, 对营养物质需求较高,所以需要更多外生菌根真菌 提高其对养分的吸收,随后土壤养分逐渐增加,共 生营养型真菌相对丰度下降,到56 a时,因为油松固 沙林地草本植被的数量及多样性增加,一些菌根类 草本植被增加导致共生营养型真菌再次增加。各 林龄腐生营养型和共生营养型相反,在43 a时相对 丰度达到最大,因为造林43 a时,凋落物大量富集, 为腐生菌提供了更多有机物质,同时腐生菌对凋落 物分解后为土壤提供更多碳源,增加了土壤养分,这 与造林43 a土壤养分含量达到最大相契合(表2),说 明特定真菌类群对凋落物分解更加高效[32]。各林 龄中病理营养型相对丰度均较流动沙地降低,可能 因为不同营养型真菌之间会产生拮抗作用,共生营 养型的大量富集减少了病理营养型的定殖,从而对 油松固沙林的生长起到了积极作用[33]。说明,营建 油松固沙林改善了土壤真菌群落结构;而不同林龄 阶段,土壤真菌可以通过调节功能类群来适应环境 的变化,与沙地生态系统稳定密切相关。

4 结论

人工造林是沙地治理的重要手段之一,土壤真菌群落结构和功能特征可以较好地预示土壤健康状况,科尔沁沙地营建油松固沙林显著提升了土壤真菌丰富度;土壤真菌优势门主要包括子囊菌门、担子菌门和被孢霉门,在属水平上棉革菌属 Tomen-

tella、Knufia、Sagenomella与土壤化学性质和酶活性有不同程度显著正相关性。共生营养型和腐生营养型真菌大量富集促进了动植物残体的分解和植被对养分的吸收;属水平上43 a和56 a土壤真菌群落聚合性较好、结构较为相似,整体来看土壤养分在43 a时达到最大,56 a时趋于稳定,说明油松固沙林未出现衰退现象。综上,油松固沙林土壤真菌群落结构及功能特征可有效反映土壤肥力及人工林生长状况,可为油松固沙林合理经营和管护提供重要参考。

参考文献(References):

- [1] 管鸿智, 黄荣珍, 王金平, 等. 红壤区退化林地表土真菌群落结构对土壤改良措施的响应[J]. 环境科学, 2023, 44(1): 494-501. [Guan Hongzhi, Huang Rongzhen, Wang Jinping, et al. Response of topsoil fungal community structure to soil improvement measures in degraded forest of red soil region[J]. Environmental Science, 2023, 44(1): 494-501.]
- [2] Adnan M, Islam W, Gang L, et al. Advanced research tools for fungal diversity and its impact on forest ecosystem[J]. Environmental Science and Pollution Research, 2022, 29(30): 45044-45062.
- [3] 杨慧琴, 向涌旗, 吕倩, 等. 3 种混交林造林初期土壤真菌群落 结构特征[J]. 生态学报, 2024, 44(8): 3360-3371. [Yang Huiqin, Xiang Yongqi, Lv Qian, et al. A comparative study on the soil fungal community structure across three mixed forests at the initial stage of afforestation[J]. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(8): 3360-3371.]
- [4] Wang Y L, Zhang X, Xu Y, et al. Fungal diversity and community assembly of ectomycorrhizal fungi associated with five pine species in Inner Mongolia, China[J]. Frontiers in Microbiology, 2021, 12: 646821.
- [5] 李丹丹,李佳文,高广磊,等. 科尔沁沙地樟子松(Pinus sylvestris var. mongolia)人工林土壤真菌群落结构和功能特征[J]. 中国沙漠, 2023, 43(4): 241-251. [Li Dandan, Li Jiawen, Gao Guanglei, et al. Soil fungal community structure and functional characteristics associated with Pinus sylvestris var. mongolica plantations in the Horqin Sandy Land[J]. Journal of Desert Research, 2023, 43 (4): 241-251.]
- [6] 刘志民, 余海滨, 汪海洋. 科尔沁沙地"山水林田湖草沙"一体化治理原理及实施重点[J]. 应用生态学报, 2022, 33(12): 3441–3447. [Liu Zhimin, Yu Haibin, Wang Haiyang. Principles and implementation of the integrated management of "mountain-river-forest-farmland-lake-grassland-sandland" in Horqin Sand Land, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2022, 33(12): 3441–3447.]
- [7] 高亮, 高永, 韩彦隆, 等. 不同治理措施下科尔沁沙地南缘土壤 质地与持水特性研究[J]. 水土保持通报, 2018, 38(4): 1-6. [Gao

- Liang, Gao Yong, Han Yanlong, et al. Soil structure and water retention capacity in southern Horqin sandy land under different control measures[J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2018, 38(4): 1–6.
- [8] Wang Z B, Yang H J, Wang D H, et al. Spatial distribution and growth association of regeneration in gaps of Chinese pine (*Pinus tabuliformis* Carr.) plantation in northern China[J]. Forest Ecology and Management, 2019, 432: 387–399.
- [9] 马义淑, 曹亚鑫, 牛敏, 等. 太岳山不同林龄人工油松林土壤微生物特征[J]. 环境科学, 2024, 45(4): 2406-2416. [Ma Yishu, Cao Yaxin, Niu Min, et al. Investigation of soil microbial characteristics during stand development in *Pinus tabuliformis* forest in Taiyue Mountain[J]. Environmental Science, 2024, 45(4): 2406-2416.]
- [10] 逯军峰. 不同林龄油松人工林凋落物及其对土壤理化性质的影响研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2007. [Lu Junfeng. Litter and Effect on Soil Physical and Chemical Properties in *Pinus tabuliformis* Plantation at Different Ages[D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2007.]
- [11] Leff J W, Bardgett R D, Wilkinson A, et al. Predicting the structure of soil communities from plant community taxonomy, phylogeny, and traits[J]. The ISME Journal, 2018, 12(7): 1794–1805.
- [12] 刘亚栋, 王晓霞, 和璐璐, 等. 北京地区油松人工林不同演替类型空间结构对林下植被及土壤的影响[J]. 生态学报, 2023, 43 (5): 1959–1970. [Liu Yadong, Wang Xiaoxia, He Lulu, et al. Effects of spatial structure on understory vegetation and soil properties in *Pinus tabuliformis* plantation of different succession types in Beijing[J]. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(5): 1959–1970.]
- [13] 张从明, 满孝武, 吴芳, 等. 北京西山油松 Pinus tabuliformis 和樟子松 P. varsylvestris. mongolica 人工林土壤-林木连续体微生物群落比较[J]. 菌物学报, 2023, 42(10): 2041-2062. [Zhang Congming, Man Xiaowu, Wu Fang, et al. A comparison of soil-plant continuum microbial communities in plantations of Pinus tabuliformis and P. sylvestris var. mongolica in West Mountain of Beijing [J]. Mycosystema, 2023, 42(10): 2041-2062.]
- [14] 张胜男, 高海燕, 闫德仁, 等. 科尔沁沙地油松人工林土壤细菌 群落特征及影响作用[J]. 内蒙古林业科技, 2023, 49(4): 46-52. [Zhang Shengnan, Gao Haiyan, Yan Deren, et al. Characteristics and effects of soil bacterial communities in *Pinus tabuliformis* forest of Horqin Sandy Land[J]. Journal of Inner Mongolia Forestry Science and Technology, 2023, 49(4): 46-52.]
- [15] 章家恩. 生态学常用实验研究方法与技术[M]. 北京: 化学工业出版社, 2006. [Zhang Jia'en. Experi Mental Research Methodsand Technology for Ecology[M]. Beijing: Chemical Industry Press, 2006.]
- [16] 徐林芳, 米媛婷, 柳兰洲, 等. 内蒙古不同类型草原土壤真菌群落结构及其影响因子的研究[J]. 草地学报, 2023, 31(7): 1977—1987. [Xu Linfang, Mi Yuanting, Liu Lanzhou, et al. Study on the struture and driving factors of soil fungal community in different grassland types in Inner Mongolia[J]. Acta Agrestia Sinica, 2023, 31(7): 1977—1987.]
- [17] 王海英, 郭守玉, 黄满荣, 等. 子囊菌较担子菌具有更快的进化速率和更高的物种多样性[J]. 中国科学: 生命科学, 2010, 40 (8): 731-737, 765-772. [Wang Haiying, Guo Shouyu, Huang Man-

- rong, et al. Ascomycota has faster evolutionary rate and higher species diversity than Basidiomycota(Fungi) [J]. Science China Life Sciences, 2010, 40(8): 731–737, 765–772.
- [18] 马欣. 陇中半干旱区苜蓿种植年限对黄绵土微生物群落结构的 影响解析[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2020. [Ma Xin. Effects of Alfalfa Standing Ages on the Microbial Community Structure of Loessial Soil in Semi-arid Srea of Central Gansu[D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2020.]
- [19] Tang K, Yuan B, Lai Q, et al. Hymenobacter terrenus sp. nov., isolated from biological soil crusts[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2015, 65(12): 4557–4562.
- [20] 王娅楠, 冯伟, 杨文斌. 低覆盖度行带式固沙林带间土壤微生物 群落多样性[J]. 中国沙漠, 2024, 44(4): 115-123. [Wang Yanan, Feng Wei, Yang Wenbin. Soil microbial community diversity in low-coverage sand-fixing forest belts[J]. Journal of Desert Research, 2024, 44(4): 115-123.]
- [21] 刘立玲, 周光益, 党鵬, 等. 湘西石漠化区 3 种造林模式土壤真菌群落结构差异[J]. 生态学报, 2022, 42(10): 4150-4159. [Liu Liling, Zhou Guangyi, Dang Peng, et al. Differences of soil fungal community structure under three afforestation modes in rocky desertification region of Western Hunan Province[J]. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(10): 4150-4159.]
- [22] Guo M S, Ding G D, Gao G L, et al. Community composition of ectomycorrhizal fungi associated with *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations of various ages in the Horqin Sandy Land[J]. Ecological Indicators, 2020, 110(C): 105869.
- [23] 张健, 谷口武士, 徐明, 等. 盐碱培养条件对几种外生菌根真菌生长的影响[J]. 食用菌学报, 2021, 28(1): 61-65. [Zhang Jian, Gu Kouwushi, Xu Ming, et al. Effect of saline-alkali conditions on several ectomycorrhizal fungi in vitro[J]. Acta Edulis Fungi, 2021, 28(1): 61-65.]
- [24] 王华峰, 魏阳, 纪丽莲, 等. 不同绿僵菌定殖水稻根系及其促生效应[J]. 微生物学通报, 2024, 51(9): 3523-3534. [Wang Huafeng, Wei Yang, Ji Lilian, et al. Colonization and rice growth-promoting effects of different Metarhizium strains[J]. Microbiology China, 2024, 51(9): 3523-3534.]
- [25] 黄艳英, 彭晓辉, 欧桂宁, 等. 连作木薯对根际与非根际土壤真菌群落结构演替的影响[J]. 广西植物, 2024, 44(10): 1864–1877. [Huang Yanying, Peng Xiaohui, Ou Guining, et al. Effects of continuous cropping on fungal community structure succession in rhizosphere and non-rhizosphere soils of cassava[J]. Guihaia, 2024, 44(10): 1864–1877.]
- [26] 李小利. 外生菌根真菌菌株耐盐碱性筛选以及黑松(Pinus thunbergii Parl.)菌根苗合成耐盐碱性研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2013. [Li Xiaoli. Screening of Saline/alkaline-tolerant Ectomy-corrhizal Fungi Strains and the Study of Ectomycorrhizal Synthesis, Saline/alkaline-tolerance of Pinus thunbergii Parl. Seedlings [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2013.]
- [27] Peintner U, Dammrich F. Tomentella alpina and other tomentelloid taxa fruiting in a glacier valley[J]. Mycological Progress, 2012, 11(1): 109-119.
- [28] Zhao P S, Guo M S, Gao G L, et al. Community structure and functional group of root-associated fungi of *Pinus sylvestris* var. mongol-

- ica across stand ages in the Mu Us Desert[J]. Ecology and Evolution, 2020, 10(6): 3032-3042.
- [29] 曹鹏. 一株抗黄萎病的番茄内生放线菌的分离、筛选和鉴定 [D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2016. [Cao Peng. Isolation and Identification of a Strain of Tomato Endophytic Actinomycetes Against Verticillium Dahliae[D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2016.]
- [30] Jílková V, Jandová K, Sim A, et al. Soil organic matter decomposition and carbon sequestration in temperate coniferous forest soils affected by soluble and insoluble spruce needle fractions[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2019, 138: 107595.
- [31] 彭丽鸿, 崔朝伟, 王佳琪, 等. 连栽对杉木人工林土壤表层真菌 群落结构及功能的影响[J]. 福建农林大学学报: 自然科学版,

- 2022, 51(5): 621-628. [Peng Lihong, Cui Chaowei, Wang Jiaqi, et al. Effects of continuous planting on the structure and function of soil fungi community in Chinese fir plantation[J]. Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition), 2022, 51(5): 621-628.]
- [32] Amarasinghe A, Knox O G G, Fyfe C, et al. Response of soil microbial functionality and soil properties to environmental plantings across a chronosequence in south eastern Australia[J]. Applied Soil Ecology, 2021, 168: 100–104.
- [33] Frew A, Powell J R, Glauser G, et al. Mycorrhizal fungi enhance nutrient uptake but disarm defences in plant roots, promoting plant-parasitic nematode populations[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2018, 126: 123-132.

Structure and function of soil fungal community in *Pinus tabuliformis* sand-fixing forests in Horqin Sandy Land

GAO Haiyan¹, ZHANG Shengnan¹, YANG Zhiguo^{1,2}, ZHANG Lei^{1,2}, HUANG Haiguang^{1,2}, YAN Deren¹

(1. Key Laboratory of State Forestry Administration on Sandy Land Biological Resources Conservation and Cultivation, Inner Mongolia Academy of Forestry, Hohhot 010010, Inner Mongolia, China; 2. Inner Mongolia Duolun Hunshandake Sandland Ecosystem Observation and Research Station,

Xilin Gol League 027300, Inner Mongolia, China)

Abstract: The purpose of this study was to explore the relationship between the soil fungal community structure and function and soil chemical properties and enzyme activity in *Pinus tabuliformis* sand-fixing forests of different ages, so as to provide a theoretical basis for the rational management and protection of P. tabuliformis sandfixing forests. Taking the mobile sand of Horqin Sandy Land as the control (0 year), P. tabuliformis forests with sand fixation for 18, 34, 48 and 56 years were selected as the research objects, and high-throughput sequencing technology was used to analyze the differences in soil fungal community structure and functional groups. The results show: (1) The 2517 OTUs obtained from the soil of the P. tabuliformis sand-fixing forest belong to 14 phyla, 48 classes, 127 orders, 286 families, and 579 genera of fungi. The dominant phyla were Ascomycota (47.91%– 67.34%), Basidiomycota (18.45%–43.70%), and Mortierellomycota (1.41%–8.36%); the dominant genera were Biappendiculispora, Scleroderma, Tomentella, Knufia, and Amphinema. (2) Venn diagram and NMDS analysis showed that afforestation has a greater impact on soil fungal community structure. The ace index and chao index of soil fungi at each stand age increased significantly (P < 0.05), and were related to organic matter, total nitrogen, and total phosphorus, urease, dehydrogenase, catalase, neutral phosphatase, sucrase and neutral protease have a significant positive correlation (P<0.05). (3) The fungal community was mainly composed of symbiotic and saprophytic types. After afforestation, the relative abundance of symbiotic types increased compared with the control, while the relative abundance of saprophytic types was relatively stable. Afforestation plays an important regulatory role on the structure and function of soil fungal communities. The research results enrich the research content of soil microbial communities in sand-fixing forests and provide a basis for soil health evaluation of P. tabuliformis sand-fixing forests in Horqin Sandy Land.

Keywords: Horqin Sandy Land; *Pinus tabuliformis*; soil fungi; community structure; ecological function; stand age